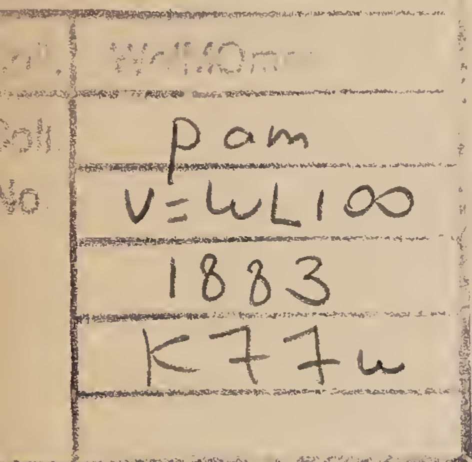

Aus den Sitzungsberichten der Würzburger Phys.-med. Gesellschaft 1883.





A. Kölliker: Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen.

(Vorgelegt in der Sitzung vom 16. Dez. 1882).

Nachdem *Gasser* und *Braun* bei den Vögeln einen Canalis neurentericus aufgefunden hatten, lag es nahe, auch bei den Säugethieren nach einem solchen Kanale zu suchen. Ganze Embryonen von Kaninchen, die ich zuerst an Flächenansichten prüfte, berechtigten wohl zu Vermuthungen, gaben aber keine Gewissheit und so wandte ich mich im Sommer 1882 an Querschnittserien. An solchen fanden sich nun in der That gewisse auffallende Erscheinungen, wie vor allen Höhlungen in der Chorda und Verwachsungen des Ektoderms und Entoderms am hintersten Ende des Primitivstreifens, die sehr geeignet waren, zu einer weiteren Verfolgung dieser Angelegenheit anzuregen. Bei Gelegenheit des Würzburger Universitätsjubiläums hatte ich am 4. August neben vielen andern Gegenständen auch solche Präparate mit Zeichnungen aufgestellt, doch weiss ich nicht, ob irgend Einer der anwesenden Anatomen und Embryologen, von denen ich nur *Henle*, *His*, *Hensen*, *Waldeyer*, *Hasse* und *Kollmann* nenne, von denselben nähere Kenntniss genommen hat. Später ersah ich aus der im verflossenen Herbste erhaltenen Arbeit von *Lieberkühn*: „Ueber die Chorda von Säugethieren im Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth. 1882 S. 399—438 Taf. XX. XXI.), dass dieser hervorragende Embryologe ganz unabhängig und wahrscheinlich vor mir bei andern Säugethieren (Meerschweinchen, Maulwurf) einen Chordakanal aufgefunden und genau verfolgt hat, wogegen derselbe eine Verschmelzung von Ektoblast und Entoblast nur gelegentlich erwähnt.

Da mir nun in diesem Winter wegen des Umzuges in unsere neue Anatomie für ausführlichere Mittheilungen und weitere Verfolgung der Chordahöhlungen keine Musse bleibt, so erlaube ich



mir, das von mir bis jetzt Beobachtete in Kürze zur Kenntniss zu bringen.

Eine Embryonalanlage des Kaninchens mit Primitivstreifen und Rückenfurche, die jedoch noch keine Urwirbel besass und mit der Fig. 162 meiner grossen Entwicklungsgeschichte stimmte, wurde vom Kopfende nach hinten geschnitteu, jedoch nicht bis zum letzten Ende des Primitivstreifens, da dieses für die Aufhellung der Bildung der Chorda, die mich besonders interessirte, keine Aufklärungen versprach. Von den angefertigten 31 Schnitten zeigen die hintersten 4 eine gut ausgebildete Axenplatte mit scharf getrenntem Entoderm. Im Schnitte 27 beginnt die Axenplatte sich zu verdicken (*Hensen*'s Knopf) und erreicht im Schnitte 24 die grösste Mächtigkeit, indem sie nach beiden Seiten convex vorspringt, noch mehr als in meiner Fig. 191 und in *Lieberkühn*'s Fig. 38 bei Cavia. Schnitt 23 zeigt eine beginnende Abgrenzung zwischen Ektoderm und Mesoderm und zugleich das Mesoderm auf der einen Seite von der Chordaanlage durch eine schmale Spalte getrennt, welche Anlage gegen das gut geschiedene Entoderm noch stark convex vorspringt, wogegen nach der Ektodermseite die Chordaanlage leicht vertieft ist und das Ektoderm selbst an seiner freien Fläche schwach ausgehöhlt erscheint. Schnitt 22 ist unbrauchbar, dagegen zeigt Schnitt 21 in der Chordaanlage eine ansehnliche quergestellte elliptische Höhle, deren grosser Durchmesser ungefähr der Hälfte der Dicke des mittleren Theiles der Embryonalanlage an dieser Stelle entspricht. Im Uebrigen sind die Verhältnisse wie im Schnitte 23, nur ist die Embryonalanlage dünner geworden.

Die genannte Chordahöhle erhält sich nun in den folgenden Schnitten 20, 19, 18, 17, so jedoch, dass sie bei 20 doppelt rechts und links, bei 19 einfach und in der Mitte gelegen, bei 18 achterförmig mit 2 seitlichen Erweiterungen und bei 17 wieder einfach in der Mitte erscheint. In allen diesen Schnitten ist das Ektoderm mit einer flachen breiten Furche versehen und über der Chordaanlage deutlich etwas verdickt. Das Mesoderm ist vom Schnitte 19 an auf beiden Seiten von der Chorda getrennt und schieben sich beide seitlichen Mesodermplatten (Urwirbelplatten) mit einer scharfen Kante zwischen die Chorda und das Ektoderm (die Medullarplatte) hinein, so dass die Chorda, deren Entodermfläche nun auch mehr eben oder leicht concav erscheint, die Form einer breiten am Rande zugeschärften Platte gewinnt, die das

Ektoderm mit einer Fläche berührt, die nur ungefähr die Hälfte von derjenigen beträgt, die gegen das Innere der Keimblase gerichtet ist.

Das Entoderm fand sich an allen den genannten Schnitten noch unterhalb der Chorda, jedoch mit Ausnahme von Schnitt 19 nur in grösseren oder kleineren Bruchstücken. Auch begannen Andeutungen einer Verschmelzung oder Vereinigung desselben mit der Chorda, deren Werth ohne zahlreichere Untersuchungen unerörtert bleiben muss. Ausserdem zeigten die Schnitte 20 und besonders 17 Anzeichen einer Eröffnung der Chordahöhle nach der Seite des Entoderm. In Schnitt 16 hat nun freilich die Chorda wieder eine zusammenhängende Entodermlage unter sich und eine schmale Querspalte im Innern, aber im Schnitte 15 beginnt eine Eröffnung der Chordahöhle nach unten, die in den Schnitten 13 und 12 (14 ist nicht brauchbar) ganz exquisit ausgeprägt ist. Diese Schnitte stimmen im Wesentlichen mit den *Lieberkühn*'schen Figuren 27 und 28, nur dass die Chorda breiter und das Ektoderm nicht gewölbt, sondern flach vertieft ist. Wie bei Cavia geht auch beim Kaninchen das Entoderm in die Ränder der geöffneten Chorda über und erscheint nun die Chorda als Einlagerung in das Entoderm.

Von den folgenden Schnitten zeigt 11 die Chorda flacher und die Oeffnung verstreichend, in 10 und 9 ist dieselbe ganz flach. Nun beginnt auch das Entoderm unterhalb derselben wieder aufzutreten und bieten die Schnitte 9, 8 und 7 den Anschein, als ob dasselbe unter der Chorda ganz durchginge. In 8 und 7 springt das Ektoderm, das eine mittlere Rinne trägt, gegen die Chorda zapfenförmig vor und scheint mit ihr zu verwachsen, während die Urwirbelplatten gut geschieden sind. In Schnitt 6 ergibt sich dieselbe Verwachsung, nur bildet hier das Ektoderm eine tiefe Medullarfurche. Die Urwirbelplatten sind von der Chorda noch getrennt, das Entoderm gut geschieden. Schnitt 5 zeigt die tiefe Medullarfurche, die Chorda von der Medullarplatte getrennt, aber mit den Urwirbelplatten verschmolzen, das Entoderm als selbständige Lage. In Schnitt 5 endlich ist die Chorda als selbständige Bildung nicht mehr zu erkennen, die Medullarfurche tief, alle drei Blätter deutlich geschieden.

Dies ist vorläufig der einzige Kaninchenembryo, bei dem ich eine gut entwickelte Chordahöhle vorfand, doch hoffe ich später

noch mehr über dieses Stadium berichten zu können, da ich noch andere Embryonen desselben Stadiums zum Schneiden bereit habe.

Von etwas älteren Embryonen des Kaninchens mit 3—4 Urwirbeln, die den Fig. 164 und 165 meiner Entwicklungsgeschichte entsprechen und erhärtet $2^1/_2$—$2^3/_4$ mm massen, habe ich im verflossenen Sommer drei in Querschnitte zerlegt und hierbei im Ganzen sehr übereinstimmende Verhältnisse gefunden, wesshalb ich zur Schilderung Einen derselben herausnehme.

Eine Embryonalanlage (bez. A.) von $2^1/_2$ mm Länge im erhärteten Zustande wurde mit den angrenzenden Theilen der Keimblase in Schnitte zerlegt, die von hinten nach vorn nummerirt sind. Die No. 1—19, die im Ganzen 50 Schnitte enthalten, fallen auf die Keimblase hinter der Embryonalanlage und zeigen alle die drei Keimblätter gut getrennt. Bemerkenswerth ist, dass an den vordern dieser Schnitte das Mesoderm in der Mitte stark verdickt ist und unregelmässige Spaltbildungen zeigt, während das Ektoderm und Entoderm ganz dünn erscheinen. Eine solche Verdickung des Mesoderms hinter der Embryonalanlage habe ich schon in meiner Arbeit über die Keimblätter des Kaninchens in der Würzburger Festschrift auf S. 31 Fig. 43 von einer Area von 7 Tagen und 2,26 mm Länge im frischem Zustande mit Primitivstreifen, Primitivrinne und *Hensen*'schem Knopfe beschrieben und will ich dieselbe fortan als Schwanzfortsatz des Primitivstreifens bezeichnen. Der Schnitt 52 zeigt als Novum einen Fortsatz des Ektoderms in das Mesoderm hinein, welcher aber nicht die Bedeutung einer Axenplatte hat, denn der Schnitt 53 ergibt, dass dieser Fortsatz nun das ganze noch aus etwa 4 Zellenlagen bestehende Mesoderm durchbricht und mit breiterer Basis mit dem Entoderm sich vereint. Schnitt 54 zeigt an dieser Stelle Andeutungen eines Kanales, der alle drei Keimblätter durchbricht und zwar finde ich am Ektoderm, welches zum Theil von der Fläche sich darstellt, wie eine runde Oeffnung und eine Einbuchtung und an der unteren Fläche des hier mit dem Ektoderm verschmolzen erscheinenden Mesoderms eine tiefe Grube, so dass in der Mitte beide Keimblätter zusammen nur zwei Zellenlagen dick sind. Aus dieser Grube hat sich das Entoderm mit einem hohlen Zapfen herausgezogen und ist nicht mehr zu bestimmen, ob dasselbe mit den andern Blättern verschmolzen war oder nicht. Die Schnitte 55 und 56 zeigen das Ektoderm in der Mitte stark vorgewulstet, dick und wie mit einem Zapfen in das

Mesoderm hineinragend, ferner noch eine Einbuchtung an der unteren Seite des Mesoderms und am Entoderm. Vom Schnitte 57 an beginnt eine ächte Axenplatte mit selbständigem Entoderm, die anfänglich sehr dick ist und das Ektoderm stark vorgewulstet zeigt, wie *Lieberkühn*'s Fig. 38 und meine Fig. 191 (Entw. 2. Aufl. S. 274), dann aber in den Schnitten 59—62 sich verdünnt. Im Schnitte 63 fängt das Mesoderm an, in der Mitte sich zu verdicken und indem es mit einer Spitze gegen das Ektoderm vortritt, von diesem sich zu lösen. Beim Schnitte 64 wulstet sich die Mitte noch mehr und springt die Axenplatte auch gegen das immer noch gut geschiedene Entoderm convex vor. In 65 ist Mesoderm und Ektoderm getrennt und hat sich von ersterem eine dickere untere, querovale Masse, die Chorda, von einer etwas dünneren oberen Schicht gelöst, während das Entoderm nun inniger an die Chorda sich anlegt, aber doch noch geschieden ist. Im Schnitte 66 gränzt die Chorda direct mit einer kleinen Fläche ans Ektoderm, welches hier kegelförmig etwas gegen die Chorda vorspringt und an der Aussenfläche eine Rinne besitzt, die in keinem der hinteren Präparate vorhanden war. Selbstverständlich besteht nun auch das mittlere Keimblatt aus zwei Platten, den Urwirbelplatten, die jede mit einer Spitze weit zwischen Chorda und Ektoderm sich hineinschieben und nur etwa um die Hälfte der Breite der Chorda von einander abstehen. Die Chorda selbst ist noch dick, an der unteren Seite in der Mitte mit einer starken Einbuchtung versehen (etwas schwächer als in *Lieberkühn*'s Fig. 28), wie wenn hier eine Höhlung sich geöffnet hätte, von welcher jedoch weder dieser Schnitt, noch die vorhergehenden etwas Sicheres erkennen liessen. Nun ging auch das Entoderm nicht mehr ganz unter der Chorda durch, sondern verlor sich am Rande der Einbuchtung derselben wie mit ihr verschmelzend. Schnitt 67 zeigte die Chorda schon flacher, die Furche am Ektoderm (die Rückenfurche) tiefer und breiter und das Entoderm mehr mit den Seitentheilen der Chorda verbunden und in den Schnitten 68 und 69 waren Rückenfurche und Chorda nahezu so beschaffen, wie in der Fig. 189 meiner Entwicklungsgeschichte 2. Aufl., nur dass die Chorda mit den seitlichen Rändern noch stärker abwärts gebogen war, noch mehr als in meiner Figur 196.

Die vorderen Schnitte dieser Embryonalanlage, welche z. Th. Urwirbel, z. Th. doppelte Herzanlagen zeigen, sind für die Frage der Bildung der Chorda ohne Wichtigkeit und erwähne ich da-

her nur, dass in diesem Falle die Chorda nirgends von einer kernhaltigen Entodermschicht unterwachsen war, wie dieselbe an etwas älteren Embryonen auftritt. Ob die feine Linie unter der Chorda, die ich in meiner Entwicklungsgeschichte 2. Aufl. in den Fig. 195—197, 199 und 200 als „verdünntes Entoderm“ bezeichnete, wirklich so aufgefasst werden darf, muss nun allerdings nach den neueren Beobachtungen von *Lieberkühn* und mir als zweifelhaft erscheinen, doch bin ich für einmal nicht in der Lage, weitere Aufschlüsse über diese Frage zu geben.

Die zwei Punkte, die in der eben skizzirten Beobachtungsreihe als besonders bemerkenswerth erscheinen, sind erstens die am hintersten Ende der Embryonalanlage gefundenen Verschmelzungen von Ektoderm und Entoderm und Andeutungen eines die Keimblätter durchsetzenden Kanales und zweitens die Entstehung der Chorda aus dem mittleren Keimblatte, aber ohne bestimmte vorherige Kanalisirung derselben. Den ersten Punkt anlangend, so bemerke ich, dass auch die beiden andern Embryonen desselben Alters und Uterus, die ich oben erwähnte, annährend Gleiches zeigten. Beim Embryo C wurde am hintersten Ende der Embryonalanlage zwar nirgends eine Verwachsung des Ektoderm mit dem Entoderm gesehen, wie beim Embryo A, wohl aber an vier Schnitten Einbuchtungen am Ektoderm, an der tiefen Fläche des Mesoderms und am Entoderm gefunden und an Einem Schnitte wie ein senkrechter Kanal im Mesoderm, welches übrigens in allen diesen Schnitten mit dem Ektoderm zusammenhing (Axenplatte). Ein dritter Embryo B zeigte am hintersten Ende vor dem Auftreten der Axenplatte an zwei Schnitten eine Verbindung von Ektoderm und Entoderm und somit das Mesoderm aus zwei getrennten Theilen bestehend, ausserdem Andeutungen eines Kanales in dem Ektoderm und Entoderm verbindenden Strange und einer Oeffnung am Entoderm. Die nächstfolgende 3 Schnitte nach vorn zu zeigten bereits eine Axenplatte, immerhin sprang das Ektoderm auch hier noch wie mit einem Zapfen eine Strecke weit in das Mesoderm vor.

Die Bildung der Chorda betreffend, so zeigte der Embryo C die betreffenden Stadien in den Schnitten 50—45. Im Schnitte 50, dem vordersten Ende des Primitivstreifen entsprechend, fehlte eine Primitivrinne und stand das in der Mitte etwas verdickte Mesoderm nur noch in geringer Ausdehnung in Verbindung mit dem Ektoderm. Das Entoderm war gut geschieden. Schnitt 49

zeigte das Ektoderm wie vorhin, dagegen war die Mitte des Mesoderms viel dicker und zeigte nach unten wie einen besonderen Vorsprung, die Chordaanlage, unter dem das Entoderm zwar noch getrennt vorbeizog aber doch verdünnt erschien. Von einer Höhlung in der Chordaanlage war nichts zu sehen, ebensowenig als im Schnitte 48, in dem nun das Entoderm mit dem Mesoderm so vereinigt war, dass eine Grenze sich nicht auffinden liess. Trotz der mangelnden Andeutung eines Chordakanales in diesen Schnitten erschienen nun die nächstfolgenden 47 und 46 so, dass sie eine gewisse Aehnlichkeit mit denen des jüngeren, oben beschriebenen Kaninchenembryo zeigten und für sich allein auf die Eröffnung einer Chordahöhle hätten schliessen lassen. Es war nämlich hier die im ganzen dünner gewordene Chorda an ihrer unteren Fläche, obschon in der Mitte gewölbt, doch seitlich wie mit zwei Rinnen versehen, an deren Ränder dann das Entoderm sich ansetzte. Im Schnitte 47 erschien die Chorda noch wie ein ventraler Auswuchs des Mesoderms, doch war diese Schicht, die nun auch vom Ektoderm sich gelöst hatte, nur noch in der Mitte mit der Chorda verwachsen, welche Mitte sehr dünn war und einen zapfenförmigen Vorsprung des Ektoderms aufnahm, welcher nun hier an seiner freien Fläche eine kleine Rinne trug. Im Schnitte 46 war in der Mitte keine Mesodermlage mehr sichtbar, wohl aber erschien hier das Ektoderm durch einen vorspringenden Zapfen mit der Chorda verwachsen, welcher Zapfen in seinem tiefsten Theile eine sehr kleine rundliche Höhlung zeigte, während die äussere Rinne am Ektoderm wie in eine enge Spalte in die Tiefe sich fortzusetzen schien. Die Urwirbelplatten bogen sich an diesem Schnitte hackenförmig gegen die Seiten der Chorda um und war zwischen beiden keine bestimmte Abgrenzung zu erkennen. Der Schnitt 45 und die folgenden endlich zeigten die Rückenfurche, gut geschiedene Urwirbelplatten und eine deutliche platte, aber seitlich noch stark vertiefte Chorda, an deren vortretenden Rand das Entoderm sich ansetzte.

Wesentlich dieselben Verhältnisse zeigt auch der Embryo B, und fand sich auch hier nirgends ein deutlicher Chordakanal.

Alles zusammengenommen stimmen somit meine Erfahrungen den Chordakanal, seine Eröffnung und die Chordabildung betreffend, was den jüngeren Kaninchenembryo anlangt, im Wesentlichen ganz gut mit denen von *Lieberkühn* an Cavia und Talpa überein. Während dagegen dieser Forscher bei Meerschweinchen-

embryonen in allen Fällen, in denen die eben gebildete Chorda an der tiefen Seite nicht von Entodermzellen bedeckt war, den Chordakanal in der sich entwickelnden Chorda gesehen zu haben scheint, ist mir dies bei Kaninchenembryonen mit 3—4 Urwirbeln nicht geglückt und schien hier eine Chordaanlage ohne Kanal unmittelbar in einen dem Entoderm wie eingeschobenen, platten, an der Unterseite vertieften Strang überzugehen. Weitere, ausgedehntere Untersuchungen werden zu zeigen haben, ob diese scheinbare Verschiedenheit zwischen dem Kaninchen und Meerschweinchen eine wirkliche ist oder ob vielleicht meine Präparate nicht hinreichend gut erhärtet waren, um den Chordakanal zu zeigen. Sei dem, wie ihm wolle, so führen auch diese meine Präparate zu dem von *Lieberkühn* wie von mir vertheidigten Satze, dass die Chorda der Säuger eine Bildung des Mesoderms ist.

Die eigenthümlichen Verhältnisse am hinteren Ende des Primitivstreifens der drei älteren Kaninchenembryonen betreffend, so vermag ich dieselben vorläufig nicht mit Bestimmtheit zu deuten. Die hier beobachtete Verbindung von Ektoderm und Entoderm und die Andeutungen eines Kanales in Form von Einbuchtungen an diesen Keimblättern erweckten anfangs den Gedanken, es handle sich um einen rudimentären Canalis neurentericus. Da jedoch dieser Kanal bei den Vögeln und Reptilien nicht am hintersten, sondern gerade umgekehrt am vorderen Ende des Primitivstreifens seine Lage hat, so musste dieser Gedanke wieder verlassen werden, um so mehr als der von *Lieberkühn* und mir beobachtete Chordakanal als Rudiment eines Canalis neurentericus zu betrachten ist. Auf der andern Seite ist die von mir gesehene Verbindung von Ektoderm und Entoderm auch keine primitive, da sie nach meinen früheren Erfahrungen (V. m. Entwickl. der Keimblätter des Kaninchens in der Würzb. Jubiläumsschrift) beim ersten Entstehen des Primitivstreifens nicht vorhanden ist und so muss ich denn die von mir gemachten Wahrnehmungen einfach weiterer Prüfung empfehlen.
